植 物 分 类 与 资 源 学 报　2011, 33 (6): 653 ~ 659
Plant Diversity and Resources　DOI: 10.3724/SP.J.1143.2011.11046

WRKY25 过量表达导致拟南芥在长光照下开花提前

王芳秀[1,2]，黎舒佳[1,3]，余迪求[1*]
(1 中国科学院西双版纳热带植物园，云南 昆明　650223；2 中国科学院研究生院，北京　100049；
3 中国科学院遗传与发育生物学研究所，北京　100101)

摘要：*WRKY* 基因家族是主要存在于植物中的一大类转录调控因子，拥有很多家族成员。拟南芥 WRKY25 属于第 I 类 WRKY 蛋白，参与植物生物和非生物胁迫反应。通过 *GUS* 染色和 qRT-PCR 发现 *WRKY25* 基因主要在根，叶和茎生叶中表达。过量表达 *WRKY25* 的转基因植株在长光照下比野生型拟南芥提前开花。通过 RT-PCR 检测与开花时间相关基因发现，*AP1* 基因的表达量在培养 21 d 和 27 d 的 *WRKY25* 过量表达植株中上调，由此推测 *WRKY25* 很可能通过增强 *AP1* 的表达来影响开花。

关键词：*WRKY25*；过量表达；长光照；*AP1*；提前开花
中图分类号：Q 78　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：2095-0845(2011)06-653-07

Overexpression of *WRKY25* Causes Early Flowering in *Arabidopsis* under Long-day Conditions

WANG Fang-Xiu[1,2], LI Shu-Jia[1,3], YU Di-Qiu[1*]
(1 *Xishuangbanna Tropical Botanical Garden*, *Chinese Academy of Sciences*, Kunming 650223, China;
2 *Graduate University of Chinese Academy of Sciences*, Beijing 100049, China; 3 *Institute of Genetics and Developmental Biology*, *Chinese Academy of Sciences*, Beijing 100101, China)

Abstract: The *WRKY* gene superfamily is one of the largest transcriptional regulators which mainly exists in plants. *Arabidopsis* WRKY25 is one of the group I WRKY proteins and responds to both biotic and abiotic stresses. GUS staining and qRT-PCR analysis show that the expression of *WRKY25* mainly focuses on roots, rosette leaves and cauline leaves. Transgenic plants over-expressing *WRKY25* show early flowering under long-day conditions when compared with wild-type plants. RT-PCR analysis demonstrates that the expression of *AP1* is up-regulated in 21 d-old and 27 d-old transgenic plants. Thus, it is possible that WRKY25 affects flowering through up-regulation of *AP1* directly or indirectly.

Key words: *WRKY25*; Over-expressing; Long-day conditions; *AP1*; Early flowering

高等植物生活周期需要经过种子萌发、营养生长、开花、受精、胚胎发育、种子形成等一系列发育阶段。其中，开花是植物由营养生长向生殖生长转变的重要过程。植物的开花时间由自身遗传因子和外界环境因素共同决定。

过去 20 年里，以拟南芥为实验材料，对高等植物开花时间的调控进行了大量研究，确定了四条主要调控开花时间的信号途径：光周期途径、春化途径、自主途径和赤霉素（GA）途径（Mouradov 等，2002）。光周期途径中相关基因的突变体，仅在长光照条件下开花时间会延迟。春化途径，通过抑制开花抑制子 *FLOWERING LOCUS C*（*FLC*）的转录，从而促进开花（Michaels 和 Amasino，1999；Sheldon 等，1999）。自

* 通讯作者：Author for correspondence; E-mail: ydq@xtbg.ac.cn
收稿日期：2011-03-15，2011-04-26 接受发表
作者简介：王芳秀（1986-）女，在读硕士研究生，主要研究方向：植物分子生物学。E-mail: corona1986@163.com

主途径，独立于光周期途径，使得那些在长光照下迅速开花的植物，如拟南芥，在短光照条件下最终也能够开花。自主途径中的相关复合物通过限制 *FLC* mRNA 的积累，从而促使开花（Michaels 和 Amasino，1999；Sheldon 等，1999）。GA 途径中，GA 合成及 GA 信号转导相关的突变体，在短光照条件下，开花会延迟很长时间，说明在没有长光照促使开花的情况下，GA 是一种刺激植物开花的重要物质（Wilson 等，1992）。尽管上述四条途径可以独立地调控开花过程，但它们有着共同的下游目标基因 *CONSTANS*（*CO*）和 *FLOWERING LOCUS C*（*FLC*）。位于 *CO* 和 *FLC* 下游的开花整合因子 *FLOWERING LOCUS T*（*FT*），*LEAFY*（*LFY*）和 *SUPPRESSOR OF OVEREXPRESSION OF CO 1*（*SOC1*），通过整合开花途径输出的信号，激活花分生组织特性基因 *LFY* 和 *APETALA1*（*AP1*）的表达，从而启动开花（Blázquez 和 Weigel，2000；Borner 等，2000；Lee 等，2000；Samach 等，2000）。其中，*FT* 是一个长距离信号，其蛋白通过韧皮部从叶片转移到茎端（Corbesier 等，2007；Jaeger 和 Wigge，2007），与 *FLOWERING LOCUS D*（*FD*）蛋白相互作用，激活 *AP1* 的表达（Abe 等，2005；Turck 等，2008；Wigge 等，2005）。*LFY* 既是开花时间基因，又是花分生组织特性基因，直接调控靶基因 *AP1* 的表达。*SOC1* 受四条开花途径的正调控，并认为 *SOC1* 可能是这四条途径的一个整合子（Borner 等，2000；Lee 等，2000；Samach 等，2000；Moon 等，2003），*SOC1* 可被 *CO* 的过量表达诱导和 *FT* 的过量表达快速激活（Michaels 等，2005；Moon 等，2005；Yoo 等，2005）。

转录调控因子 *WRKY* 基因家族是植物特有的超级基因家族，因在其蛋白质氨基端含有高度保守的氨基酸序列 WRKYGQK 而得名，同时在其羧基端含有一个 Cys2His2 或 Cys2His/Cys 锌指型结构（Eulgem 等，2000；Dong 等，2003）。WRKY 蛋白质通过特异性结合靶基因启动子区域的（T）TGAC（C/T）（W-box）序列来调控相应基因的表达，从而在植物生长发育、形态建成、物质代谢和耐逆抗病等方面发挥生物学功能（Eulgem 等，2000；Yu 等，2001；余迪求等，2006）。根据 WRKY 结构域的数目和锌指结构的类型，可以将 WRKY 蛋白分为 3 大类（Eulgem 等，2000），拟南芥 WRKY25 就属于第 I 类，即含有两个 WRKY 结构域和 Cys2His2 锌指型结构。已有研究证实，WRKY25 蛋白依赖于锌指蛋白 Zat12 参与氧化胁迫反应（Rizhsky 等，2004），拟南芥 MPK4 亚基 MKS1 在蛋白水平上可以和 WRKY25 蛋白相互作用（Andreasson 等，2005）。在植物抗病性方面，*WRKY25* 负调控水杨酸介导的 *PR1* 基因的表达和 *Pseudomonas syringae* 抗性（Zheng 等，2007）。*WRKY25* 在转录水平上的表达受 NaCl 的诱导，也受甘露醇、冷（4℃）和 ABA 的影响（Jiang 和 Deyholos，2009），*WRKY25* 还受高温胁迫诱导，过量表达 *WRKY25* 的拟南芥植株具有耐高温性（Li 等，2009），最近研究表明，拟南芥 WRKY25，WRKY26 和 WRKY33 共同参与诱导植物的热耐性（Li 等，2011）。

本文以拟南芥（*Arabidopsis thaliana*）为材料，通过比较拟南芥野生型（WT）植株与 *WRKY25* 过量表达植株在开花时间上的差异，利用 RT-PCR 检测 *LFY*、*AP1*、*FT* 和 *FD* 基因的表达量，分析 *WRKY25* 的过量表达导致拟南芥在长光照下开花时间提前的原因。

1 材料和方法

1.1 植物材料和生长条件

选用拟南芥哥伦比亚生态型（Col-0）为实验材料，种子表面消毒后均匀散布在 1/2MS 培养基上（含 0.6% Agar），4℃春化 3 d 后转移到 22℃温室培养 7 d，移栽到土中，长光照（光照 16 h，黑暗 8 h）生长。

1.2 *wrky25* 突变体的验证及转基因植株获得

从 Arabidopsis Biological Resource Center（ABRC）购买的突变体 *wrky25*（SALK_136966），是 T-DNA 插入型突变体。根据插入位点的不同，设计 T-DNA 一端的边界引物和一对基因特异引物，首先用 T-DNA 一端的边界引物和其中一个 *WRKY25* 基因特异引物配对，PCR 明确 T-DNA 的插入，然后再用一对基因特异引物验证 *WRKY25* T-DNA 插入的纯合突变体。根据 NCBI 公布的 AT2G30250 序列设计两对引物，通过 PCR 从野生型拟南芥（WT）基因组扩增分别获得 *WRKY25* 全长 cDNA 序列和启动子序列。将 *WRKY25* 全长 cDNA 序列连接到高表达载体 pOCA30 上 *35S* 启动子之后，记为 *35S*∷*WRKY25 cDNA*。将启动子序列插入到 pJS131B 中 *GUS* 报告基因表达框之前，经测序验证后进一步克隆到表达载体 pOCA28 上，

标记为 P_{WRKY25}-*GUS*。将构建好的重组载体转化到农杆菌 GV3101 中，采用花序浸染法转化 WT 植株（Clough 和 Bent，1998）。通过 1/2MS-Kan 板（Kanamycin 浓度为 50 μg·ml^{-1}）筛选转基因植株。

1.3　GUS 染色

GUS 染色方法参考文献（Molier 等，1995）进行。用预冷的 90% 丙酮于冰上固定材料 20 min，用 GUS Staining solution（without X-Gluc）漂洗固定后的材料 3 次（于冰上进行），然后将材料放入 GUS Staining solution（with X-Gluc）中，并于冰上避光抽真空 10 min，最后于 37℃放置 12 h。最后用 70% 酒精脱色后拍照。

1.4　Northern 杂交

采用 Trizol reagent（Invitrogen）法提取 RNA。使用 1.5% 甲醛-MOPS 琼脂糖凝胶电泳分离 10 ~ 20 μg RNA 后，转移到尼龙膜上。杂交温度为 68℃，杂交液选用 PerfectHyb™ Plus hybridization buffer（Sigma-Aldrich）。探针通过 Klenow fragment（Takara）进行^{32}P-dATP 标记。洗膜：2×SSC 和 0.5% SDS，1 次，每次 10 min；0.5×SSC 和 0.1% SDS，2 次，每次 20 min；0.1×SSC 和 0.1% SDS，1 次，每次 20 min，最后压片放射自显影。*WRKY25* 探针是通过引物 PCR 扩增得到的 *WRKY25* 全长 cDNA 序列。

1.5　RT-PCR

取 1 μg 经 DNase I 消化的 RNA，根据 RevertAid™ First Strand cDNA Synthesis Kit（Fermentas）进行反转录：反转录酶随机引物 1 μL，5×Buffer 4 μL，RNA 酶抑制剂 1 μL，10 mmol·L^{-1} dNTP Mix 2 μL，反转录体系 20 μL；反应条件为 37℃ 5 min，42℃ 60 min，70℃ 10 min；取 1 μL cDNA 用作后续 PCR 模板。先用内标基因 *Actin2* 进行 PCR，将其表达水平调成一致，然后进行目的基因表达水平的检测。用于半定量 RT-PCR 的 *Actin2* 和各目的基因的引物为：

Actin2：5′-TGTGCCAATCTACGAGGGTTT-3′，
5′-TTTCCCGCTCTGCTGTTGT-3′；
LFY：5′-TTACATAAACAAGCCTAAAATGC-3′，
5′-TTTGTTGGAACATACCAAATAG-3′；
AP1：5′-GCACATCCGCACTAGAAAAAA-3′，
5′-CTTCTTGATACAGACCACCCA-3′；
FT：5′-TACGAAAATCCAAGTCCCACTG-3′，
5′-AAACTCGCGAGTGTTGAAGTTC-3′；
FD：5′-TAATCTTCATACCCACCATCAC-3′，
5′-CAATCCCCAAAAGAGAAACAAG-3′。

反应条件为：*Actin2*：94℃ 5 min；94℃ 45 s，63℃ 45 s，72℃ 30 s，24 个循环；72℃，10 min。*LFY*：94℃ 5 min；94℃ 45 s，60.5℃ 45 s，72℃ 35 s，36 个循环；72℃，10 min。*AP1*：94℃ 5 min；94℃ 45 s，63℃ 45 s，72℃ 35 s，29 个循环；72℃，10 min。

FT：94℃ 5 min；94℃ 45 s，66℃ 45 s，72℃ 30 s，34 个循环；72℃，10 min。

FD：94℃ 5 min；94℃ 45 s，63℃ 45 s，72℃ 45 s，30 个循环；72℃，10 min。

荧光定量 RT-PCR（qRT-PCR）反应在 Roche LightCycler 480 仪器上进行，*Actin2* 作为内参基因，目的基因引物为：*WRKY25*：5′-TTTCCCGCTC-TGCTGTTGT-3′，5′-GTTCCATTAA AG CCTTGC-3′。qRT-PCR 反应体系 20 μL：cDNA 模板 1 μL，10 μM 基因特异性引物各 0.4 μL，2×SYBR Premix Ex Taq 10 μL，ddH_2O 8.2 μL。

2　结果与分析

2.1　WRKY*25* 基因的表达模式

通过农杆菌介导法，并用 1/2MS-Kan 板筛选获得含有 P_{WRKY25}-*GUS* 融合表达载体的转基因植株，经过繁殖，再次筛选获得 T_2 代纯合转基因植株，用于后续试验。GUS 染色结果表明（图 1），*WRKY25* 启动子驱动的 *GUS* 基因在根、叶和茎生叶中的表达量较高，在茎和花序中也有少量表达。分别收集 WT 植株的根、茎、叶、茎生叶、花序和果荚，提取 RNA，qRT-PCR 检测 *WRKY25* 在上述各部位的表达量（图 2），与 GUS 染色结果基本一致。

2.2　WRKY*25* 的过量表达促使植株在长光照下提前开花

建好的重组载体 35*S*∷*WRKY25 cDNA*，通过农杆菌介导法和 1/2MS-Kan 板筛选得到转基因植株 16 株，移至土壤中，提取生长 3 周植株叶片中的 RNA，选择 9 个株系进行 Northern blot 杂交检测，WT 作为对照。Northern blot 杂交检测结果（图 3：A）表明，9 株转基因植株中有 6 株过量表达了 *WRKY25*，我们挑选表达量较高的株系 Line 1，Line 8（L1，L8）及表达量不是很高的株系 Line 5（L5），进一步筛选获得纯合转基因植株，进行后续实验。让过量表达 *WRKY25* 的植株与 WT，*wrky25* 在同等条件下生长，观察它们在开花时间方面的差异。结果发现，当各植株在短光照（光照 8 h，黑暗 16 h）下生长时，L1，L5，L8 与 WT，*wrky25* 在开花时间上没有差异；但是当它们在长光照下生长时，L1，L5，L8 要比 WT，*wrky25* 提前开花，L8 与 L1 的提前时间更为明显（图 3：B）。为了更确切地表明各植株在长光照条件下开花时间上的差异，在各植

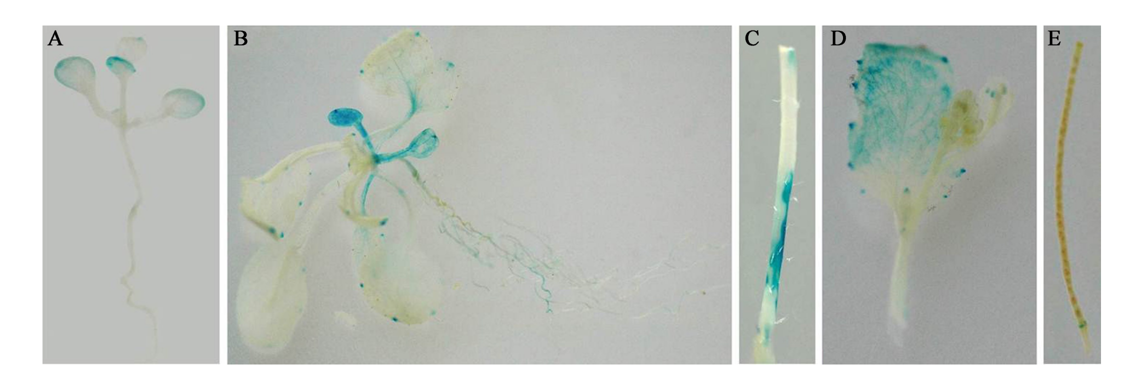


图1 P_{WRKY25}-*GUS* 转基因植株的GUS染色

A. 7天大的幼苗; B. 20天大的植株; C. 茎; D. 茎生叶和花序 E. 荚果

Fig. 1 GUS staining of P_{WRKY25}-*GUS* transgenic plants

A. 7 d-old seedling; B. 20 d-old seedling; C. stem; D. cauline leaf and flower buds; E. silique

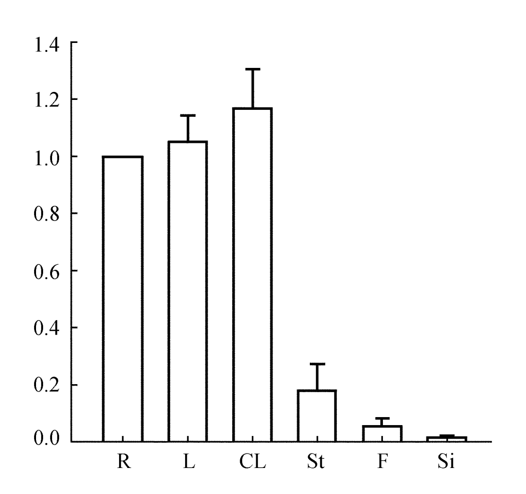
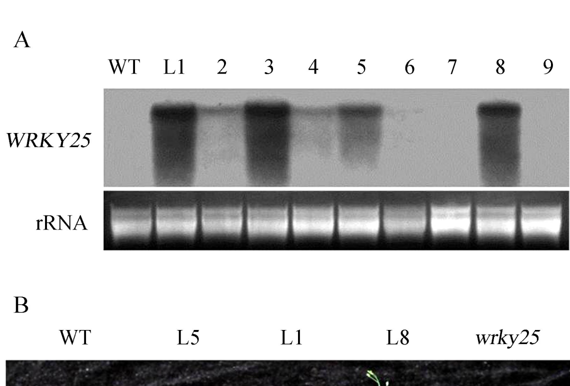


图2 *WRKY25* 在WT各个组织中的表达量

Fig. 2 qRT-PCR analysis of *WRKY25* expression patterns in different tissues of WT

R, roots from 7 d-old seedlings; L, rosette leaves; CL, cauline leaves; St, stem; F, flower buds; Si, young siliques. The expression levels are shown relative to which in the roots. Data were from three biological replicates with S. E. shown as error bars

株抽苔后，茎长度约为1 cm的时候，分别统计了它们莲座叶的数目（图3：C），结果表明，过量表达 *WRKY25* 的株系比WT，*wrky25* 植株要少0.5~2片莲座叶。在长光照下，L8，L1和L5在播种21~25 d后就开始抽苔了，而WT，*wrky25* 则要在播种25~29 d后才开始抽苔。提取各植株在播种后21 d，27 d及33 d的RNA，RT-PCR检测了开花时间相关基因 *LFY*，*AP1*，*FT* 和 *FD* 的表达量，只有 *AP1* 基因随着植株生长时间的不同，在各植株中的表达量呈现出规律性的差异（图4）。在播种后21 d，各植株正处于开花的早期



B

WT L5 L1 L8 *wrky25*



C

	WT	L5	L1	L8	*wrky25*
莲座叶数目	10.2 (±0.8)	9.7 (±0.9)	8.6 (±1.0)	8.2 (±1.1)	10.3 (±1.0)

图3 *35S*∷*WRKY25 cDNA* 转基因植株的分析

A. Northern杂交检测WT和转基因植株中 *WRKY25* 的表达量; B. *WRKY25* 过量表达植株的表型; C. WT, *wrky25* 和 *WRKY25* 过量表达植株的莲座叶数目

Fig. 3 Analysis of *35S*∷*WRKY25 cDNA* transgenic plants

A. Northern blot analysis of WRKY25 in WT and transgenic plants. B. Phenotype of plants *over-expressing WRKY25*. C. The number of rossete of WT, *wrky25* and plants over-expressing *WRKY25*. To measure flowering time, 20 plants were used to count the number of rossete leaves when bloting reached 1 cm

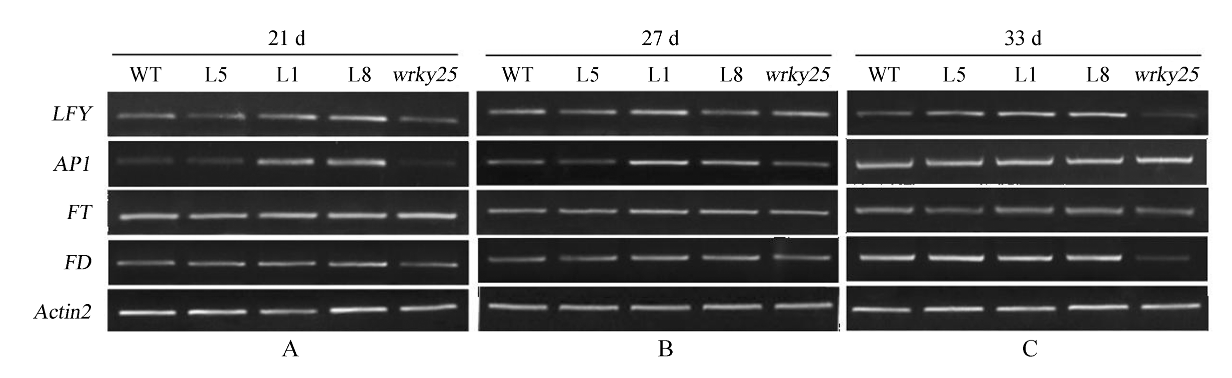


图 4　开花时间相关基因在 WT，*wrky25* 及 *WRKY25* 过量表达植株 L1，L5 和 L8 中的表达量

Fig. 4　Expression of flowering time-related genes in WT，*wrky25* and *WRKY25* over-expressing plants L1，L5 and L8 *LFY*，*AP1*，*FT* and *FD* were detected using RT-PCR after RNA was digested with DNase I. RNA was extracted from 21 d-old，27 d-old and 33 d-old plants

阶段，株系 L8 和 L1 已开始抽苔，其它植株仍未抽苔的情况下，*AP1* 在 L8 和 L1 中的表达量明显高于其它植株的表达量；27 d，株系 L8 和 L1 已经开花，其它植株也已经抽苔或即将抽苔，*AP1* 在 L8 和 L1 中的表达量比其它植株中的要高，但没有 21 d 的明显；33 d，由于各个植株都已经开花，*AP1* 的表达量在各植株中的表达量相同（图 4）。

3　讨论

在前人总结的四条主要调控开花时间的信号途径中（图 5）（Jack，2004），光周期途径中的 *LFY* 和 *FT* 基因处于 *AP1* 的上游，并且 *LFY* 直接调控 *AP1* 的表达，FT 蛋白要和 FD 联合在一块，才能起到调控 *AP1* 的作用。本文中的实验材料仅在长光照下才能得到 *WRKY25* 过量表达导致拟南芥开花提前的结论，看似和光周期途径紧密联系。然而，被检测的四个基因中，只有 *AP1* 基因的表达量受到 *WRKY25* 过量表达的影响（图 4）。

AP1 基因属于花分生组织特征基因，调控花序分生组织向花分生组织的转变。过量表达 *AP1* 的转基因拟南芥植株的开花时间要早于野生型（Mandel 等，1992）。*AP1* 基因又是花器官形态特征基因，在花发育的 ABC 模型、ABCD 模型和 ABCDE 模型中，*AP1* 基因属于 A 类基因，是萼片和花瓣正常发育所必需的，同时也能激活 B 类基因（Jack，2004）。因此，*AP1* 基因既具有促进植物开花的作用，又在花器官发育上起关键作用。张利平和余迪求（2010）的研究结果显示，在 *AP1* 基因启动子上存在 9 个 TGAC 核心序列，其中 7 个为完整的 TTGAC 序列（W-box）（图 6）；并且在理论上，靶基因启动子区域内的单个 W-box 序列就能有效满足 WRKY 蛋白质调控所需

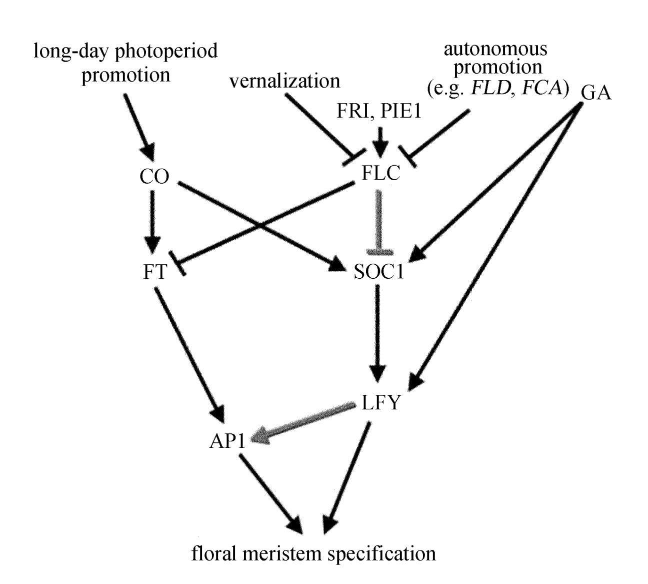


图 5　主要的开花诱导途径（Jack，2004）

Fig. 5　Major floral inductive pathways

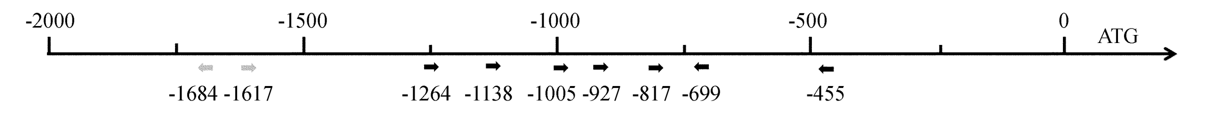


图 6　*AP1* 基因启动子上的顺式作用元件（TTGAC 序列标记为黑色）

Fig. 6　Cis-acting elements of the *AP1* gene promoter（TTGAC sequences are indicated in black）

(Eulgem 等, 1999), 所以我们可以推测, *AP1* 很可能受到 WRKY25 的调控, 这就能很好地解释图4中的结果。处于开花前期的21 d的植株中, *WRKY25* 过量表达使得 *AP1* 在 L1 和 L8 中的表达量明显高于其它植株, 而 *AP1* 既是花分生组织特征基因又是花器官形态特征基因, *AP1* 的表达量达到一定程度, 必然促进植株 L1 和 L8 中花的出现 (图4: A); 27 d 的 WT, L5 和 *wrky5* 植株处于即将开花的状态, 那么这些植株中 *AP1* 的表达量自然也会相应升高, 与 L1 和 L8 植株中 *AP1* 的表达量的差异也就有所减小 (图4: B); 33 d 的植株都处于开花的状态, 所以各植株中 *AP1* 的表达量又趋于一致 (图4: C)。根据以上结果可知, 过量表达 *WRKY25* 使 *AP1* 基因的表达量在开花前期急剧增加, 最终导致 *WRKY25* 过量表达植株出现提前开花的表型, 所以我们推测拟南芥 *WRKY25* 通过调控 *AP1* 基因从而参与调控植物开花过程。

〔参 考 文 献〕

Abe M, Kobayashi Y, Yamamoto S *et al.*, 2005. FD, a bZIP protein mediating signals from the floral pathway integrator *FT* at the shoot apex [J]. *Science*, **309** (5737): 1052—1056

Andreasson E, Jenkins T, Brodersen P *et al.*, 2005. The MAP kinase substrate MKS1 is a regulator of plant defense responses [J]. *The EMBO Journal*, **24** (14): 2579—2589

Blázquez MA, Weigel D, 2000. Integration of floral inductive signals in *Arabidopsis* [J]. *Nature*, **404** (6780): 889—892

Borner R, Kampmann G, Chandler J *et al.*, 2000. A MADS domain gene involved in the transition to flowering in *Arabidopsis* [J]. *The Plant Journal*, **24** (5): 591—599

Clough SJ, Bent AF, 1998. Floral dip: a simplified method for Agrobacterium-mediated transformation of *Arabidopsis thaliana* [J]. *The Plant Journal*, **16** (6): 735—743

Corbesier L, Vincent C, Jang S *et al.*, 2007. FT protein movement contributes to long-distance signaling in floral induction of *Arabidopsis* [J]. *Science*, **316** (5827): 1030—1033

Dong JX, Chen CH, Chen ZX *et al.*, 2003. Expression profiles of the *Arabidopsis WRKY* gene superfamily during plant defense response [J]. *Plant Molecular Biology*, **51** (1): 21—37

Eulgem T, Rushton PJ, Robatzek S *et al.*, 2000. The WRKY superfamily of plant transcription factors [J]. *Trends in Plant Science*, **5** (5): 199—205

Eulgem T, Rushton PJ, Schmelzer E *et al.*, 1999. Early nuclear events in plant defence signaling: rapid gene activation by WRKY transcription factors [J]. *The EMBO Journal*, **18** (17): 4689—4699

Jack T, 2004. Molecular and genetic mechanisms of floral control [J]. *The Plant Cell*, **16**: S1—S17

Jaeger KE, Wigge PA, 2007. FT protein acts as a long-range signal in *Arabidopsis* [J]. *Current Biology*, **17** (12): 1050—1054

Jiang Y, Deyholos MK, 2009. Functional characterization of *Arabidopsis* NaCl-inducible *WRKY25* and *WRKY33* transcription factors in abiotic stresses [J]. *Plant Molecular Biology*, **69** (1-2): 91—105

Lee H, Suh SS, Park E *et al.*, 2000. The AGAMOUS-LIKE 20 MADS domain protein integrates floral inductive pathways in *Arabidopsis* [J]. *Genes & Development*, **14** (18): 2366—2376

Li SJ, Fu QT, Chen LG *et al.*, 2011. *Arabidopsis thaliana* WRKY25, WRKY26, and WRKY33 coordinate induction of plant thermotolerance [J]. *Planta*, doi 10.1007/s00425-011-1375-2

Li SJ, Fu QT, Huang WD *et al.*, 2009. Functional analysis of an *Arabidopsis* transcription factor *WRKY25* in heat stress [J]. *Plant Cell Reports*, **28** (4): 683—693

Mandel MA, Gustafson-Brown C, Savidge B *et al.*, 1992. Molecular characterization of the *Arabidopsis* floral homeotic-gene, *APETALA1* [J]. *Nature*, **360**: 273—277

Michaels SD, Amasino RM, 1999. *FLOWERING LOCUS C* encodes a novel MADS domain protein that acts as a repressor of flowering [J]. *The Plant Cell*, **11** (5): 949—956

Michaels SD, Himelblau E, Kim SY *et al.*, 2005. Integration of flowering signals in winter-annual *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiology*, **137** (1): 149—156

Mollier P, Montoro P, Delarue M *et al.*, 1995. Promoterless gusA expression in a large number of *Arabidopsis thaliana* transformants obtained by the in planta infiltration method [J]. *Comptes Rendus de l′ Académie des sciences de Pairs, Sciences de la vie*, **318** (4): 465—474

Moon J, Lee H, Kim M *et al.*, 2005. Analysis of flowering pathway integrators in *Arabidopsis* [J]. *Plant and Cell Physiology*, **46** (2): 292—299

Moon J, Suh SS, Lee H *et al.*, 2003. The *SOC1* MADS-box gene integrates vernalization and gibberellin signals for flowering in *Arabidopsis* [J]. *The Plant Journal*, **35** (5): 613—623

Mouradov A, Cremer F, Coupland G, 2002. Control of flowering time: interacting pathways as a basis for diversity [J]. *The Plant Cell*, **14**: S111—S130

Rizhsky L, Davletova S, Liang H *et al.*, 2004. The zinc finger protein Zat12 is required for cytosolic ascorbate peroxidase 1 expression during oxidative stress in *Arabidopsis* [J]. *Journal of Biological Chemistry*, **279** (12): 11736—11743

Samach A, Onouchi H, Gold SE *et al.*, 2000. Distinct roles of *CONSTANS* target genes in reproductive development of *Arabidopsis* [J]. *Science*, **288** (5471): 1613—1616

Sheldon CC, Burn JE, Perez PP *et al.*, 1999. The FLF MADS box gene: a repressor of flowering in *Arabidopsis* regulated by vernali-

zation and methylation ［J］. *The Plant Cell*, **11** (3): 445—458

Turck F, Fornara F, Coupland G, 2008. Regulation and identity of florigen: FLOWERING LOCUS T moves center stage ［J］. *Plant Biology*, **59**: 573—594

Wigge PA, Kim MC, Jaeger KE *et al*., 2005. Integration of spatial and temporal information during floral induction in *Arabidopsis* ［J］. *Science*, **309** (5737): 1056—1059

Wilson RN, Heckman JW, Somerville CR, 1992. Gibberellin is required for flowering in *Arabidopsis thaliana* under short days ［J］. *Plant Physiology*, **100** (1): 403—408

Yoo SK, Chung KS, Kim J *et al*., 2005. CONSTANS activates suppressor of *OVEREXPRESSION of CONSTANS 1* through *FLOWERING LOCUS T* to promote flowering in *Arabidopsis* ［J］. *Plant Physiology*, **139** (2): 770—778

Yu DQ, Chen CH, Chen ZX, 2001. Evidence for an important role of WRKY DNA binding: proteins in the regulation of *NPR1* gene expression ［J］. *The Plant Cell*, **13** (7): 1527—1539

Yu DQ (余迪求), Chen LG (陈利钢), Zhang LP (张利平), 2006. Transcription factor WRKY superfamily: Origin, structure and function ［J］. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), **28** (1): 69—77

Zhang LP (张利平), Yu DQ (余迪求), 2010. Mutation of *APETALA1* affects the basal expression of *WRKY* genes ［J］. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), **32** (4): 355—360

Zheng Z, Mosher SL, Fan B *et al*., 2007. Functional analysis of Arabidopsis *WRKY 25* transcription factor in plant defense against *Pseudomonas syringae* ［J］. *BMC Plant Biology*, doi: 10.1186/1471-2229-7-2

❀　❀　❀　❀　❀　❀　❀　❀　❀　❀　❀　❀　❀　❀　❀

2011 全国系统与进化植物学研讨会暨第十届青年研讨会在昆明成功召开

10 月 26～27 日，2011 全国系统与进化植物学研讨会暨第十届青年研讨会在昆明顺利举行。会议由中国植物学会系统与进化植物学专业委员会和云南省植物学会联合主办，系统与进化植物学国家重点实验室和中国科学院生物多样性与生物地理学重点实验室联合承办，中国科学院昆明植物研究所、中国科学院昆明分院及西南林业大学、云南省科学技术协会、亚洲绿色文化国际交流促进会协办。

本届会议主题是“后植物志时代的系统与进化植物学”，主要围绕植物分类、标本馆和数据库；植物生命之树重建；生物地理学和气候环境变迁；物种形成和适应性进化；分子和基因组进化及进化发育生物学；植物 DNA 条形码；以及生物多样性等 7 个方面开展研讨。受中国植物学会秘书长葛颂委托，开幕式由系统与进化植物学专业委员会汪小全主任主持，中国植物学会理事长洪德元、云南省科协副主席牟双江、昆明分院院长王庆礼、昆明植物所所长李德铢分别在开幕式上致辞。参加开幕式的还有西南林业大学校长刘惠民、中科院昆明植物研究所党委书记孙航等 20 多位来宾。

本次研讨会是系统进化研讨会暨青年研讨会停办几年后，应全国系统进化领域的专家学者强烈呼吁后恢复举办的第一次研讨会。本届会议是历届参会及报告人数最多、报告水平最高、组织较好的一次大会。来自全国 23 个省（直辖市、自治区）70 多家高校和研究机构的 300 多名参会代表参加了此次会议，包括 1 名院士和 20 多位国内本领域优秀的学科带头人。本次研讨会共收到 100 多篇交流论文（摘要），在为期两天的会议期间，大会安排了 11 个特邀报告、24 个分组报告、39 个青年组报告，共计 70 多个报告，其中包括复旦大学生命科学学院院长马红教授的“利用高度保守的核基因进行真核生命系统发育分析”、昆明植物研究所所长李德铢研究员的“从植物 DNA 条形码到智能植物志”、植物研究所汪小全研究员的“广义柏科的进化与生物地理学研究”、昆明植物研究所副所长孙航研究员的“古红河水系变迁对植物地理分布格局的影响”、中山大学施苏华教授的“Ecological genomic analyses revealing differential adaptation in two plant systems”及兰州大学刘建全教授的“虎榛子属的适应性物种分化、杂交渗入和杂交物种形成”在内的精彩报告，让参会代表受益匪浅。大会报告和分会报告代表了我国系统与进化植物学领域目前的研究水平，受到与会者的热烈欢迎。此外，部分论文在会场进行了墙报展览，本领域的两种最新的图书也在会议期间向广大参会人员进行了介绍。

会务组在会场内外还为代表们安排了形式多样的交流活动，其中青年研讨会安排了以 38 位年轻博士为主体的报告，为青年学者们提供了一个重要讲台，对于在后植物志时代弘扬和发展系统与进化植物学具有重要意义。

云南省植物学会

2011 年 10 月 28 日